VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE OPTISCHE KOMPONENTE DER GLEICHGEWICHTSHALTUNG BEI FISCHEN

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
HERMANN BOGENSCHÜTZ
aus Mannheim

Göttingen 1960

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D 7

Referent: Prof. Dr. Georg Birukow

Korreferent: Prof. Dr. André Pirson

Tag der mündlichen Prüfung: 25. 11. 1960

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 44, 626—655 (1961)

Aus dem I. Zoologischen Institut der Georg-August-Universität Göttingen

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE OPTISCHE KOMPONENTE DER GLEICHGEWICHTSHALTUNG BEI FISCHEN

Von

HERMANN BOGENSCHÜTZ

Mit 13 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. April 1961)

Einleitung

Die Gleichgewichtslage vieler Knochenfische wird vom mechanischen Schwerefeld und von der Lichteinfallsrichtung bestimmt (v. Holst 1935); bei Belichtung von der Seite nimmt der Fisch eine Schräglage ein, an der stets optische und statische Drehtendenzen beteiligt sind. Nach den grundlegenden Ergebnissen v. Holsts (1950) über die Arbeitsweise des Statolithenapparates gilt dabei für die statische Drehtendenz:

$$D_{st} = cF \sin \alpha,$$

dabei bedeuten: c eine Proportionalitätskonstante, F die Erdschwere, α der Winkel zwischen Fischhochachse und Schwerelot (Schräglage oder Neigung des Fisches).

Für die optische Drehtendenz gilt die Beziehung:

$$-D_{opt} = f(L) \sin \beta,$$

$f(L)$ bezeichnet die Abhängigkeit der optischen Drehtendenz von der Lichtintensität, β den Winkel zwischen Fischhochachse und Lichtlot (Lichteinfallswinkel).

In der „reflexlosen" Schräglage herrscht ein zentrales Gleichgewicht zwischen optischen und statischen Drehtendenzen: $D_{st} + D_{opt} = 0$. Die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung wird auch vom Adaptationszustand des Auges und von den Sehweisen des Tages- und des Dämmerungssehens beeinflußt (Braemer 1957). Die zentrale Reizbewertung hängt außerdem von inneren verhaltensbestimmenden Faktoren ab (v. Holst 1949).

Während die Arbeitsweise des statischen Apparates der Fische aufgeklärt ist (v. Holst 1950, L. Schoen 1957), bietet die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung noch manche offene Fragen. Braemers (1957) Befunde deuten darauf hin, daß die optische Drehtendenz auch von der Ausstattung der Netzhaut mit Stäbchen und Zapfen beeinflußt wird: Im Dämmerungssehen bewerteten die Fische Licht

das von unten her in das Auge einfiel, stärker als Licht, das die Retinamitte traf. In der dorsalen Retinahälfte stehen nach WUNDER (1926) die Stäbchen dichter als in der Mitte.

Die vorliegende Arbeit geht von der Frage aus, welche Beziehungen zwischen dem Mosaik der Sehzellen und den optischen Drehtendenzen im Tagessehen bei gleichbleibender Intensität des Seitenlichtes bestehen. Bei Fischen, deren Zapfenraster in der ventralen und dorsalen Hälfte der Retina Unterschiede aufweist, könnten Abweichungen vom normalen Verlauf der Schräglagekurve mit dem Maximum der Lichtwirkung bei $\beta = 90^0$ auftreten, sofern die Stärke der optischen Drehtendenz auch von der Dichte des Sehzellrasters abhängt. Eine Antwort auf diese Frage war von vergleichenden histologischen und verhaltensphysiologischen Untersuchungen an Fischen mit verschieden gebauten Netzhäuten zu erwarten[1].

Material und Methoden

Ich untersuchte den Bau der Retina und das Verhalten im seitlich einfallenden Licht bei neun Arten aus den Familien der Salmler (Characidae: *Gymnocorymbus ternetzi* BOULENGER, schwarzer Tetra), Buntbarsche (Cichlidae: *Pterophyllum scalare* CUVIER et VALENCIENNES, Segelflosser oder Skalar; *Apistogramma ramirezi* MYERS et HARRY, Schmetterlingsbuntbarsch), Zahnkarpfen (Cyprinodontidae: *Lebistes reticulatus* PETERS, Guppy; *Platypoecilus variatus* MEEK, Platy; *Xiphophorus helleri* HECKEL, Schwertträger; *Aplocheilus lineatus* CUVIER et VALENCIENNES, Streifenhechtling), Karpfenartigen (Cyprinidae: *Tanichthys albonubes* LIN-SHU-YEN, Kardinal) und Schwielenwelse (Callichthyidae: *Corydoras schultzei* HOLLY, Goldstreifen-Panzerwels). Die Guppys stammten aus Zuchten des Zoologischen Instituts Göttingen, die Schmetterlingsbuntbarsche verdanke ich Herrn Dr. KUENZER, Göttingen, alle anderen Arten bezog ich von der Zierfischzüchterei Südharzer Tropicarium, Bad Lauterberg.

Zur histologischen Untersuchung narkotisierte ich die Fische in Äthylurethan. Vorher wurden sie mindestens $^1/_2$ Std lang an eine Beleuchtungsinstensität von ungefähr 500 Lux adaptiert. Die Köpfe fixierte ich in Formol-Alkohol (2 Teile 80% Alkohol — 1 Teil 40% Formol). Die Bulbi präparierte ich nach Alkohol- und Methylbenzoatbehandlung in Benzol heraus, da sie sich sonst vorher leicht deformieren, und bettete sie in Paraffin ein. Unter dem Binokular ließen sich die Augen leicht orientieren, da die dorsale Augenhälfte stets pigmentiert, die ventrale dagegen silberglänzend ist. Die Serien von Dorso-ventral-Schnitten von 5 μ Dicke in Richtung der optischen Achse wurden mit Azan nach HEIDENHAIN gefärbt.

Die Anzahl der Retinazellen bestimmte ich bei 720- oder 1800facher Vergrößerung auf Schnitten durch die Retinamitte in 128,6 μ bzw. 90 μ langen Abschnitten vom ventralen bis zum dorsalen Rand; angeschnittene Kerne wurden nicht mitgezählt. Die Längen der Abschnitte ergaben sich zufällig aus der Einteilung der Okularnetzmikrometer. Aus diesen Abschnitten und aus der Gesamtdicke von 10 Schnitten = 50 μ errechnet sich die Flächeneinheit für die Bestimmung der Sehzelldichten in den einzelnen Retinaregionen zu 0,00643 mm^2 bzw. 0,0045 mm^2. Die Multiplikation ist zulässig, da alle Kerne unter 5 μ messen.

[1] Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. BIRUKOW, danke ich für die Überlassung des Themas und stete Förderung.

Die Schräglagen der Fische bestimmte ich mit einer Anordnung (Abb. 1), deren Prinzip v. HOLST (1949) entlehnt ist: Durch einen Wasserstrom wird der Fisch gezwungen, stets in einer Richtung zu schwimmen. So kann er leicht aus beliebigen

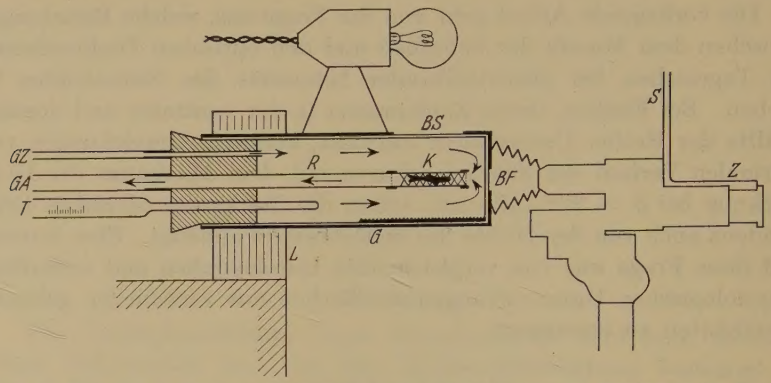

Abb. 1. Versuchsanordnung zur Drehtendenzvergleichsmessung. Erklärung im Text

Winkeln senkrecht zu seiner Längsachse beleuchtet und gut von vorn beobachtet werden. Ein außen schwarz lackierter und innen mit schwarzem Samt ausgeschlagener Glaszylinder G (30 cm lang, 6 cm Durchmesser) trägt einen 1 cm = 20 ° breiten Beleuchtungsspalt BS und das Beobachtungsfenster BF. Der Spalt wird mit einer auf dem Zylinder fest montierten Mikroskopierlampe (5 V, 6 A) beleuchtet, die am Ort des Versuchstieres eine Beleuchtungsintensität von ungefähr 600 Lux liefert. Der Zylinder kann mit einem Gummipfropfen verschlossen werden, durch den die Zulaufröhre GZ, das Thermometer T und genau in der Mitte eine 1 cm starke Glasröhre in den Zylinder ragen. Auf diese wird der Käfig K mit dem Fisch gesteckt; er besteht aus einer 5 cm langen, mit feinem schwarzem Haarnetz bespannten Glasröhre, die beidseitig mit einem Perlonnetz verschließbar ist. Das freie äußere Ende der Röhre ist durch einen Gummischlauch GA mit einem Sammelbecken verbunden, die Zulaufröhre durch den Schlauch GZ mit dem Vorratsbehälter für Aquariumwasser. Die ganze Apparatur kann im Lager L um ihre Längsachse gedreht werden. Der Zylinder, die Röhre und die Schläuche sind mit Wasser gefüllt. Durch den Niveauunterschied zwischen Vorratsbehälter und Glaszylinder bzw. zwischen Glaszylinder und Sammelbecken entsteht in der Röhre R ein wirbelfreier Wasser-

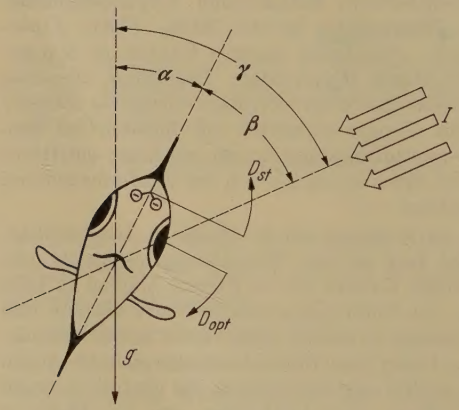

Abb. 2. Skizze zur Erklärung der verwendeten Begriffe und Winkelbezeichnungen. g Schwerelot (Schwerefeld der Erde), I Lichtlot der Intensität I, D_{st} statisch ausgelöste Drehtendenz, D_{opt} optisch ausgelöste Drehtendenz, α Winkel zwischen Schwerelot und Fischhochachse (Schräglage oder Neigung des Fisches), β Winkel zwischen Fischhochachse und Lichtlot (Lichteinfallswinkel), γ Winkel zwischen Schwerelot und Lichtlot

strom. Mit einer Schlauchklemme kann die Strömungsgeschwindigkeit reguliert werden. Sie schwankte zwischen 0,75 und 1,5 cm/sec je nach Fischart und -größe. Der Wasserstand im Vorratsbecken blieb während eines Versuches mehr oder weniger konstant. Die Wassersäule über dem Fisch maß 12 cm und schwankte maximal um $\pm$ 3 cm. Die Temperatur des Wassers stieg während einer Messung infolge der Wärmestrahlung der Glühbirne um höchstens 2° C an. Die Temperatur im Vorratsbehälter war die gleiche wie in den Aquarien.

Ich beobachtete den Fisch durch den Tubus eines Binokulars, der mit dem Zylinder durch einen Gummibalg lose verbunden war. Das drehbare Okular besaß ein Fadenkreuz, das ich mit der Fischhochachse zur Deckung brachte. Über den Zeiger Z las ich auf der Skala S die Neigung des Fisches ab, begann die Messungen mit Licht von oben ($\gamma = 0°$) und drehte nach 5 min, in denen im Durchschnitt 10 Meßwerte ermittelt wurden, die Apparatur um 20° weiter, bis das Licht von unten einfiel ($\gamma = 180°$). Aus den Meßwerten bestimmte ich für jede Einstellung den Mittelwert des Neigungswinkels α. Über die verwendeten Begriffe und Winkelbezeichnungen unterrichtet Abb. 2. Änderungen des hydrostatischen Druckes und der Strömungsgeschwindigkeit hatten in den angegebenen Grenzen keinen Einfluß auf die Schräglage.

Befunde

1. Netzhautstruktur und Verhalten im seitlich einfallenden Licht

Für die Gleichgewichtslage um die Längsachse der Fische gilt im Seitenlicht die Beziehung $D_{st} = -D_{opt}$; da $D_{st} = F \sin \alpha$ und $D_{opt} = f(I) \sin \beta$ sind und F und I konstant gehalten werden können, gilt $\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = const. = W$. W ist die optisch-statische Verhältniszahl; sie drückt die Tendenz des Fisches aus, entweder mehr dem Licht oder der Schwerkraft zu folgen. Je nach „Stimmung" kann W auch bei ein und demselben Versuchstier mehr oder weniger schwanken (v. Holst 1949).

Braemer (1957) bestätigte die theoretisch abgeleitete Beziehung $\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = W$ bei drei Fischarten (*Pterophyllum scalare*, *Gymnocorymbus ternetzi*, *Platypoecilus variatus*) für Winkel α bzw. β von 0° bis 180°. Trägt man die Neigungswinkel α gegen die Lichteinfallswinkel β auf (Schräglagekurven), so unterscheiden sich die experimentell gefundenen Kurven kaum von den errechneten. Sie sind sinusförmig: Für $W < 1$ liegt das Maximum der Schräglage bei $\beta = 90°$. Die Schräglagekurven veranschaulichen unmittelbar die Abhängigkeit der optischen Drehtendenz vom Lichteinfallswinkel β. Sie ist für jeden Winkel β ebenso groß wie die aufrichtende statische Drehtendenz, die bei der Neigung des Fisches um den Winkel α entsteht (vgl. Abb. 2). Eine gesetzmäßige Abweichung ergab sich jedoch bei *Gymnocorymbus* nach dem Übergang zum Dämmerungssehen: Das Maximum der Schräglage lag jetzt nicht mehr bei $\beta = 90°$, sondern bei etwas größeren Lichteinfallswinkeln. Braemer führte dies darauf zurück, daß die Stäbchen in der dorsalen Retina dichter als in der ventralen stehen (Wunder 1926).

Daß D_{opt} auch vom Mosaik der Zapfen abhängen kann, zeigten die Befunde von THIBAULT (1949): Im farbigen und weißen Licht lösten Lichteinfallswinkel von ungefähr 75° beim Karpfen die stärksten Neigungen aus, Licht von oben ($\beta \approx 55°$) war deutlich wirksamer als Licht von unten ($\beta \approx 135°$). Ein Vergleich mit histologischen Ergebnissen VILTERS (1949) am gleichen Tier ergab eine gute Übereinstimmung zwischen den Schräglagekurven und der Zapfenverteilung.

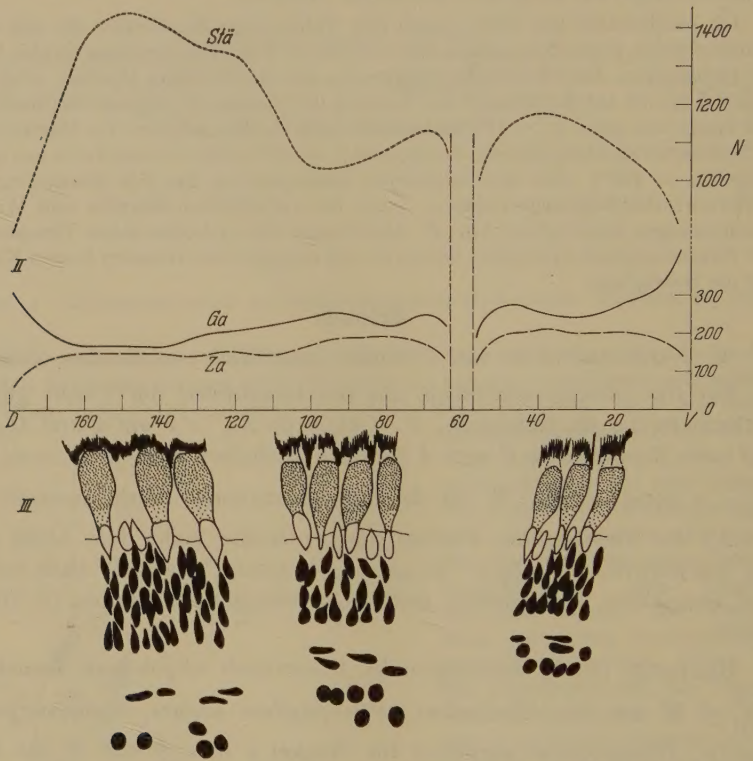

Abb. 3. *Gymnocorymbus ternetzi*. *II* Dichteverteilung der Stäbchen (*Stä*), Zapfen (*Za*) und Ganglienzellen (*Ga*) in der Retinamitte bei dorsoventraler Schnittrichtung. Abszisse: Abstand von ventral $V = 0°$ bis dorsal $D = 180°$. Ordinate (N): Elemente pro Flächeneinheit (0,0045 mm²). Senkrecht gestrichelte Linien: Bereich der Durchtrittsstelle des Nervus opticus. *III* Von links nach rechts: Schematische Schnittbilder aus der Mitte des dorsalen, mittleren und ventralen Retinadrittels. Innere Körner (Bipolare und Horizontale) und Stäbchenkerne schwarz, Zapfenkerne weiß, Zapfenellipsoide punktiert. Die Dichte der Punktierung gibt die relative Färbbarkeit mit Azan an

a) Gymnocorymbus ternetzi. *Netzhautbild.* Abb. 3, III zeigt schematische Schnittbilder von links nach rechts aus dem dorsalen, dem mittleren und dem ventralen Retinadrittel. Die Zapfen sind in den drei Bereichen gleichgestaltet. Ihre Kerne sind im Vergleich zu den kompakt blau gefärbten Stäbchenkernen groß und weniger intensiv gefärbt, sie durchstoßen die äußere Grenzmembran zur Hälfte; mit einem dicken Myoid sitzen ihnen intensiv rot gefärbte Ellipsoide auf. Die Außen-

glieder der Zapfen sind ebenso wie die Stäbchen ganz von Pigmentkörnern umhüllt.

Die Dichte der Retinazellen auf einem 50 μ breiten Meridianstreifen durch die Retinamitte von dorsal nach ventral ist auf Abb. 3, II für eine Flächeneinheit von 0,0045 mm² dargestellt. Unter der Annahme, daß die optische Achse auf der Medianebene des Fisches senkrecht steht und die Retina, abgesehen von einem Randstreifen, in dem die Retinazellen noch nicht eindeutig differenziert sind, eine Halbkugelschale bildet, reicht der Streifen von ventral (V) = 0° bis dorsal (D) = 180°.

Die Dichte der Zapfen und Ganglienzellen bleibt im gesamten Bereich nahezu konstant (Abb. 3, II). Lediglich zur dorsalen und ventralen Randzone hin erhöht sich die Anzahl der Ganglienzellen, während die der Zapfen abfällt. Die Stäbchen stehen viel dichter als die Zapfen; im dorsalen Netzhautdrittel sind sie außerdem zahlreicher als im mittleren und ventralen. Über die Dichteverteilung der inneren Körner in der Netzhaut aller untersuchten Arten unterrichtet Tabelle 12 auf S. 647. Bei *Gymnocorymbus ternetzi* stehen die inneren Körner im ventralen Bereich besonders dicht. Oberhalb der Sehnervdurchtrittsstelle verringert sich die Dichte pro Flächeneinheit allmählich zum dorsalen Rand.

Verhalten im Seitenlicht. Man kann vereinfachend annehmen, daß ein Lichtstrahl, der von oben in das Auge einfällt (β = 0°), bei 0° auf dem ausgezählten Streifen abgebildet wird, ein solcher von unten (β = 180°) bei 180°. Dann lassen sich Schräglagekurven und Dichteverteilungskurven der Sehzellen unmittelbar miteinander vergleichen.

So steigt in Abb. 3, II die Kurve der Stäbchendichte beim Tetra tatsächlich dort an, wo die Schräglagekurven nach Braemer (1957, Abb. 7) im Dämmerungssehen erhöhte optische Drehtendenzen erkennen lassen. Der gleichmäßigen Zapfenverteilung aber entspricht ein sinusförmiger Verlauf der Schräglagekurven im Tagessehen mit dem Maximum bei β = 90°.

b) Lebistes reticulatus. *Netzhautbild.* Der Guppy besitzt eine doppelte Area (Vilter 1948, Müller 1952) und eignet sich daher besonders gut zur Beantwortung der Frage, ob auch das Zapfenmosaik das Verhalten im Schräglageversuch beeinflußt. Wie Abb. 4, II (nach Müller 1952) zeigt, stehen die Ganglienzellkerne und die Zapfen in der Netzhautmitte und in der ventralen Retinahälfte (40°) nahe der Durchtrittsstelle des Sehnerven am dichtesten.

Verhalten. In Abb. 4, Ia und Abb. 4, Ib sind die Ergebnisse von 13 der insgesamt 23 Schräglagemessungen an ausgewachsenen, 16 bis 22 mm langen Guppymännchen dargestellt.

Das Maximum der Schräglage liegt nicht bei β = 90°; vielmehr bewerten Guppys Licht, das in die ventrale oder in die dorsale Retina einfällt, höher als ein gleich helles, das die Netzhautmitte trifft. In

Tabelle 1 sind für jeden untersuchten Fisch die zu den Extremwerten der Schräglagewinkel α gehörenden Lichteinfallswinkel β zusammen-

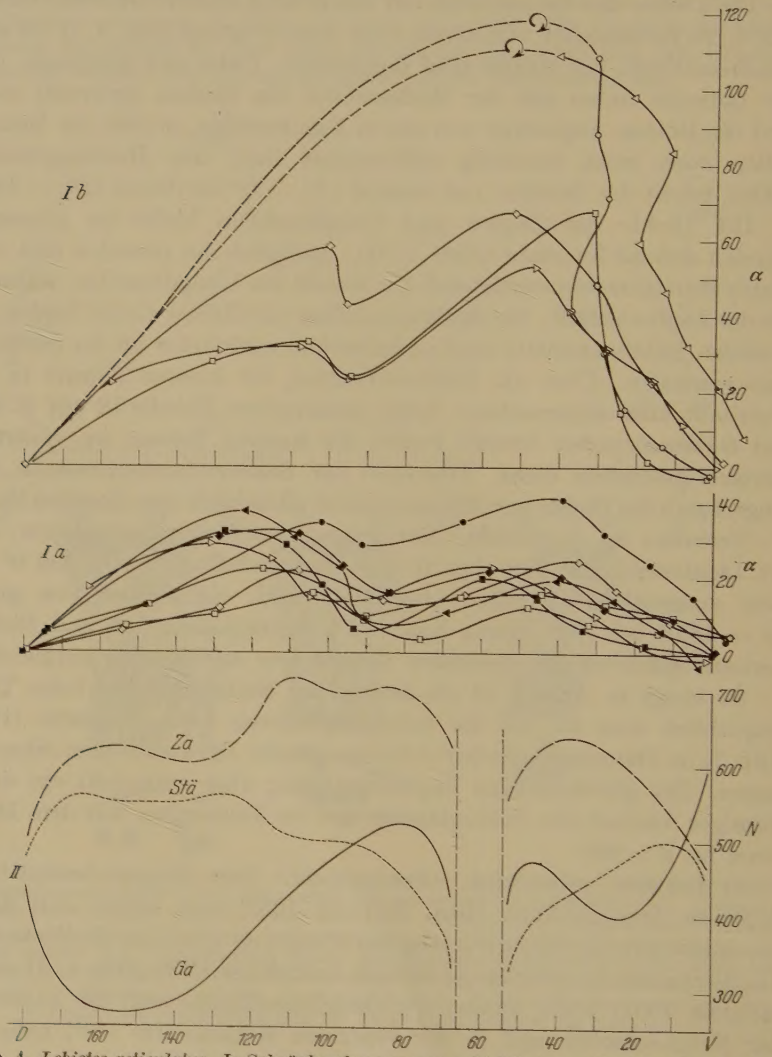

Abb. 4. *Lebistes reticulatus*. *Ia* Schräglagekurven von acht Fischen. Abszisse: Lichteinfallswinkel β, Ordinate: Schräglagewinkel α des Fisches. Jeder Punkt einer Kurve entspricht dem Mittelwert aus zehn Ablesungen. *Ib* Schräglagekurven von fünf Fischen mit zunächst sehr starker Lichtbewertung. ↺: Die Tiere drehen sich über den Rücken in die Normallage zurück. II Dichteverteilung der Retinazellen nach MÜLLER 1952. Flächeneinheit 0,007 mm²

gestellt. Unterschieden sich zwei benachbarte Neigungswinkel α an den Stellen höchster oder niedrigster Lichtbewertung um weniger als 1^0, so vereinigte ich die beiden zugehörigen Winkel β zu einem Mittelwert.

Tabelle 1 belegt, daß das Maximum der Schräglage im Mittel aller Versuchstiere bei $\beta = 49^0$ und $\beta = 111^0$ liegt, das Minimum bei $\beta = 87^0$. Auch die Schräglagekurven Abb. 4, Ia weisen durchweg zwei Gipfel und ein Tal in den gleichen Bereichen auf. Die meisten Fische orientierten sich in diesen Versuchen bevorzugt statisch. Nur bei fünf der 23 Messungen neigten sich die Guppys zunächst mehr dem Licht zu (Abb. 4, Ib). Doch auch sie schwammen bei Unterlicht wieder mit dem Rücken nach oben. Die beiden Fische, die sich am stärksten optisch orientierten (A 12a und A 14, Tabelle 1 und ♀ in Abb. 4, I b), drehten über die Rückenlage in die normale Lage zurück.

Tabelle 1. *Lebistes reticulatus (Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)*

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
Gö61	56,9	90,8	111,4
Gö81a	58,4	83,8	118,8
Gö81c	47,7	76,0	129,1
Gö86a	60,0	94,2	127,6
Gö86c	35,5	75,2	97,8
Gö96	34,8	94,1	120,4
A1	57,5	79,7	102,7
A4	38,9	91,7	105,1
A13	46,7	95,3	107,5
A12a	—	—	—
A12b	52,2	96,6	100,6
A14	—	—	—
A48	52,9	79,4	119,7
A52	32,0	94,9	106,0
B6a	50,0	73,2	112,0
B6b	55,0	83,0	115,5
B7a	62,4	87,0	133,8
B7b	48,1	81,5	121,0
B13	50,9	85,6	106,7
B14	54,4	90,5	104,0
B15	32,6	85,7	94,6
B25	57,0	94,5	131,8
B26	40,4	91,0	122,0
M	48,8	86,7	111,2

Vergleicht man die Zapfendichte (Abb. 4, II) mit dem Verlauf der Schräglagekurven (Abb. 4, Ia und Ib), so zeigt sich, daß beide Maxima in der ventralen Augenhälfte recht gut übereinstimmen: Das Dichtemaximum der Zapfen liegt hier bei 40°, der Mittelwert des ersten Maximums der Schräglage bei 49°. Das zweite Maximum im dorsalen Bereich paßt dagegen zum Verlauf der Zapfenkurve nicht so gut: Die Zapfendichte ist zwischen 70 und 110° sehr hoch und verändert sich in diesem Bereich nur geringfügig. Das absolute Maximum der Zapfendichte liegt zwar bei 110° und stimmt an dieser Stelle mit dem zweiten Schräglagemaximum gut überein, doch nimmt die Schräglage zu ihrem Minimum bei 90° weit stärker ab, als sich die Zapfendichte in diesem Bereich verringert.

Den Ergebnissen an Tetra und Guppy zufolge scheint also die Größe der optischen Drehtendenz auch von der Ausstattung der Netzhaut mit Stäbchen und Zapfen bestimmt zu sein; im Tagessehen scheint die Zapfendichte den Verlauf der Schräglagekurven zu modifizieren (vgl. auch Braemer 1957). Diese Annahme prüfte ich in weiteren vergleichenden Untersuchungen.

2. *Vergleich von Netzhautstruktur und Schräglageverhalten bei sieben Knochenfischarten*

Nach der Augengröße beurteilt (Abb. 5) dürften sechs der untersuchten Arten gut sehen: lediglich *Corydoras* hat kleine, schlecht entwickelte Augen (vgl. WUNDER 1926).

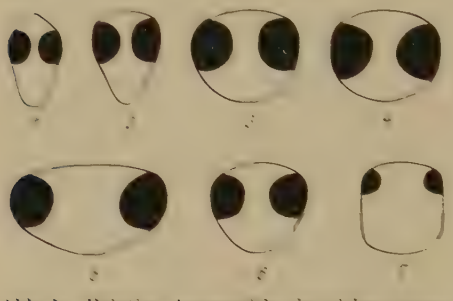

Abb. 5. Relative Augengröße der sieben untersuchten Fischarten. 1 *Pterophyllum scalare*, 2 *Apistogramma ramirezi*, 3 *Platypoecilus variatus*, 4 *Nigrodoras holleri*, 5 *Aplocheilus lineatus*, 6 *Panchax dhonndes*, 7 *Corydoras schultzei*

a) Pterophyllum scalare.

Netzhautbild. Zur histologischen Untersuchung verwendete ich die Augen eines 16 cm langen Tieres. Ihr Durchmesser betrug 3,2 mm. Die Zapfen sind wie beim Tetra nahezu gleichmäßig verteilt (Abb. 6. II). Lediglich zum dorsalen und ventralen Rand hin stehen sie etwas dichter. Hier erhöht sich auch die Dichte der Ganglienzellen, ebenso in der Retinamitte. In der ventralen Hälfte wird der Anstieg durch die Sehnerveintrittsstelle unterbrochen. Ähnlich verteilen sich auch die inneren Körner (Tabelle 12). Die Stäbchen stehen oberhalb des blinden Flecks besonders dicht. In der dorsalen und ventralen Randzone steigt die Dichte der inneren Körner und Ganglienzellen an.

Tabelle 2. *Pterophyllum scalare. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	12	4,5	11	5	14,5	5
Zapfenkerne	3,5	3	3,5	2,5	5	3
Stäbchenkerne	4,5	2,5	3	2,5	5	2

die der Sehzellen fällt ab. Die Zapfen haben überall die gleiche Gestalt (Abb. 6. III); wie Flachschnitte zeigen, sind es Zwillingszapfen, deren Ellipsoide bis zum dichten Pigment reichen. Die Zapfen im dorsalen Augendrittel sind etwas länger als im ventralen (Tabelle 2).

Verhalten. Segelflosser wurden schon von BRAEMER (1957) bei Lichteinfall von 0 bis 180° untersucht. Um sicherzustellen, daß die Abweichungen vom theoretischen Verlauf der Schräglagekurven, die sich bei *Lebistes* zeigten, nicht auf Fehlern in der Versuchsanordnung beruhten, ermittelte ich die Schräglagekurven von vier 12 mm langen Skalaren (Abb. 6. I).

Abgesehen vom etwas flacheren Anstieg zum Maximum der Lichtbewertung (Mittelwert $\beta = 94^0$), verlaufen sie ebenso wie in BRAEMERs (1957, Abb. 4) Befunden. Dem Schräglagemaximum bei $\beta = 90^0$ entspricht also bei *Pterophyllum* ebenso wie bei *Gymnocorymbus* eine von dorsal nach ventral nahezu gleichbleibende Dichte der Zapfen. Die etwas geringere Lichtbewertung im ventralen Bereich (Abb. 6, I) ist

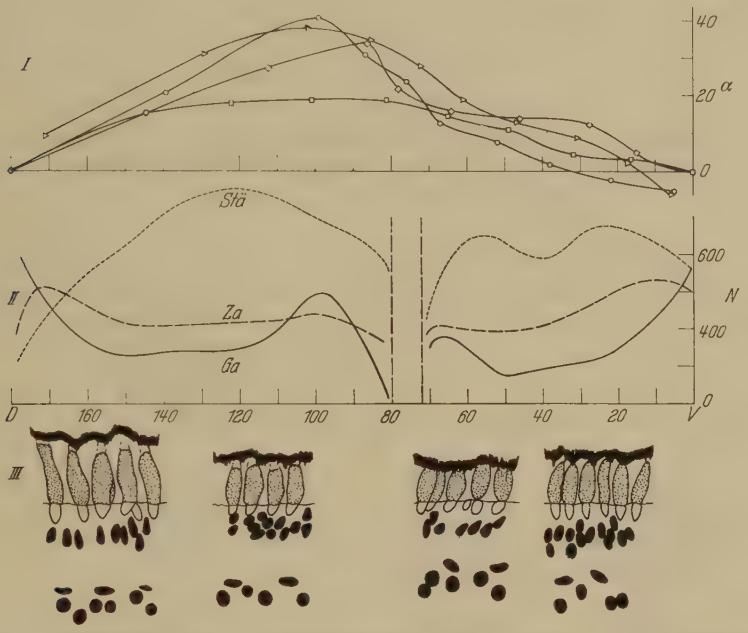

Abb. 6. *Pterophyllum scalare*. *I* Schräglagekurven von vier Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit: 0,00643 mm². *III* Schematische Schnittbilder aus der Retina. Die Zapfenreihen stehen auf der Zeichenebene senkrecht. Dadurch ist immer nur ein Partner des Zwillingspaares getroffen. Die beiden schematischen Schnittbilder aus dem ventralen Drittel stammen aus Bereichen um 30° bzw. 60°

wahrscheinlich auf den blinden Fleck zurückzuführen; in BRAEMERs (1957) Versuchen mag sein Einfluß verborgen geblieben sein, da der Beleuchtungsspalt seiner Versuchsanordnung bedeutend breiter als in meinen Versuchen war.

b) Apistogramma ramirezi. *Apistogramma* gehört ebenso wie *Pterophyllum* zu den Cichliden. Während jedoch die Segelflosser das freie Wasser bevorzugen, hält sich *Apistogramma* gern in Bodennähe auf.

Netzhautbild. Die histologisch untersuchten Augen maßen etwa 2 mm im Durchmesser und stammten von einem 17 mm langen Tier. Ebenso wie beim Segelflosser sind alle Zapfen Zwillingszapfen. Sie sind im mittleren und dorsalen Retinabereich länger und schlanker als in der ventralen Retina (Abb. 7, III; Tabelle 3).

Die Zapfen nehmen nach einem kleinen Maximum im ventralen Randbereich dorsalwärts stetig an Dichte zu (Abb. 7, II). Diesen recht gleichmäßigen Anstieg unterbricht nur in der Retinamitte ein eng

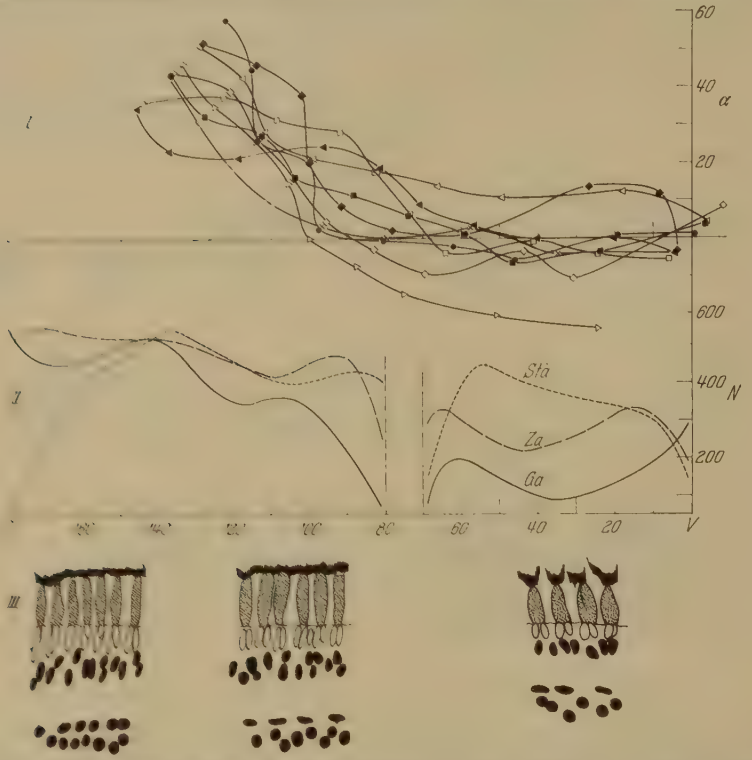

Abb. 7. *Apistogramma ramirezi*. *I* Schräglagekurven von acht Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,00643 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Tabelle 3. *Apistogramma ramirezi*. (*Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ*)

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	10	4,5	14	3,5	12	3
Zapfenkerne	3,5	2	6	1,5	8	2
Stäbchenkerne	4	2	4	2,5	5	2

umgrenztes Maximum. Ähnlich verläuft auch die Kurve der Ganglienzellen, und auch die Dichte der inneren Körner nimmt nach dorsal stark zu (Tabelle 12). Die Stäbchen stehen — abgesehen von kleinen Schwankungen — überall gleich dicht.

Verhalten. Ich untersuchte acht Tiere, die 12,5 bis 17 mm lang waren. Die einzelnen Kurven (Abb. 7, I) streuen zwar sehr stark, doch

stimmt ihr Verlauf im ganzen überein: Lichteinfall in die ventrale Augenhälfte bis etwa $\beta = 80^0$ löst keine Drehtendenz aus. Das Versuchstier kann zwar gelegentlich stark schräge stehen, doch hängt dies offensichtlich nicht vom Lichteinfallswinkel ab. Erst wenn das Licht die dorsale Retinahälfte trifft, nimmt die Schräglage mit wachsendem β zu. Bei Licht von unten neigen sich die Fische um α 35° bis 56° zur Seite; β ist dabei 145° bis 124°. Vergrößerte ich den Winkel γ zwischen Schwerelot und Lichtlot um weitere 20°, so daß er nunmehr 200° oder 160° auf der Gegenseite betrug, dann gingen die Fische zuerst noch etwas mit, drehten jedoch dann mehr oder weniger schnell über die Normallage zur gegenseitigen Schräglage. So drehte der Fisch A 58 von α 65° nach $\alpha = 50^0$ auf der Gegenseite in 8 min, Fisch A 59 ebenso von 51° auf 35° in 2 min. Das Maximum der Lichtbewertung dürfte demnach etwa bei $\beta = 145^0$ liegen.

Abermals zeigen sich Übereinstimmungen zwischen der Verteilung der Zapfen und dem Verhalten im Seitenlicht: Die Retina von *Apistogramma* ist zwar ähnlich wie die von *Pterophyllum* strukturiert, doch nimmt die Dichte der Zwillingszapfen hier von ventral nach dorsal stetig zu. Auch das Schräglagemaximum verschiebt sich gleichsinnig: es liegt nicht bei $\beta = 90^0$, sondern bei $\beta = 145^0$ (Zapfendichtemaximum bei 140°).

Offen bleibt allerdings, warum Reizung der ventralen Augenhälfte überhaupt keine Drehtendenz auslöst. Man könnte vielleicht vermuten, daß die Orientierung eines Bodenfisches mehr von taktilen Reizen gesteuert wird; diese können aber durch andere Reize ausgelöste Drehtendenzen hemmen (v. Holst 1935a). In der Versuchsapparatur lassen sich taktile Reize nicht vermeiden; die Fische kommen ab und zu mit der Glasröhre des Käfigs in Berührung. Es könnte sein, daß erst die starken Dreherregungen bei Reizung der dorsalen Retinahälfte diese taktile Hemmung aufheben.

c) Platypoecilus variatus. Auch bei *Platypoecilus* fand Braemer (1957) ein Schräglagemaximum bei $\beta = 90^0$. Ebenso wie der Guppy gehört dieser Fisch zur Unterfamilie der lebendgebärenden Poecilinae.

Netzhautbild. Ich untersuchte beide Augen eines 20 mm langen Tieres. Der Augendurchmesser betrug 2 mm. Vergleicht man den Aufbau der Retina von *Lebistes* und *Platypoecilus*, so treten folgende Unterschiede zutage: Die Zapfen der Guppyretina sind überall deutlich gestaffelt in einfache Innen- und Mittelzapfen sowie Außenzwillingszapfen (vgl. Müller 1952, Abb. 41). Ihre Form und Färbbarkeit sind in den einzelnen Regionen verschieden. So sind die ventralen Ellipsoide deutlich schmäler und zeigen geringere Affinität zu Farbstoffen als die dorsalen. Die beiden Partner des Außenzapfenzwillingspaares färben sich mit Azan verschieden intensiv an.

Die Struktur der Retina von *Platypoecilus* weicht besonders im ventralen Drittel stark von diesem Bild ab (Abb. 8, III). Hier stehen

Zapfen mit langen Ellipsoiden in einer Ebene. Sie reichen bis zur massiven Pigmentschicht, die die Außenglieder dicht umschließt. In der Retinamitte, besonders deutlich aber im dorsalen Drittel, sind die Zapfen gestaffelt. Hier liegt zwischen der Schicht der Innenzapfen, deren Ellipsoide der Membrana limitans externa direkt aufsitzen, und der gleichgeformten Mittelzapfen, anders als beim Guppy, eine weitere

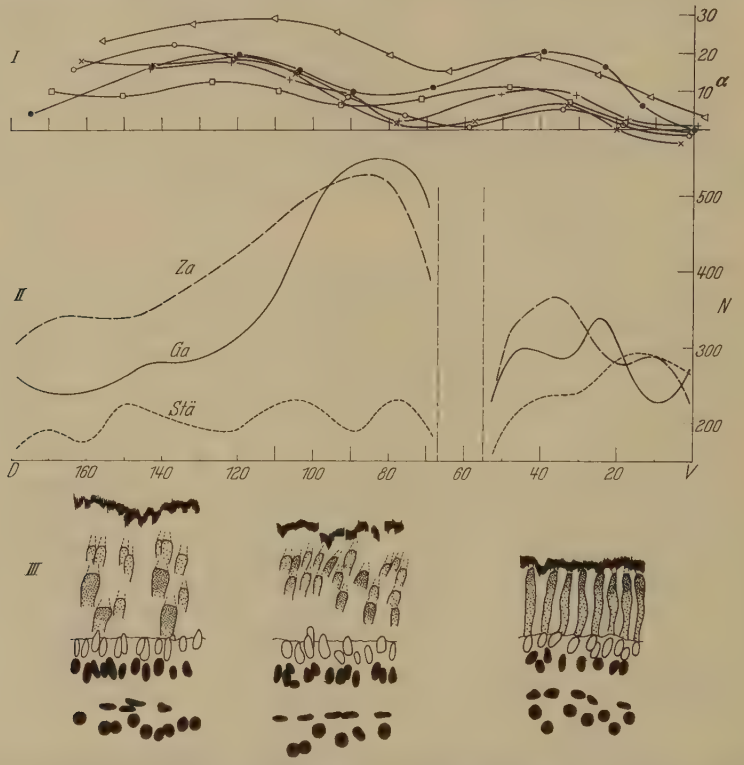

Abb. 8. *Platypoecilus variatus*. *I* Schräglagekurven von sechs Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Schicht kleiner, weniger intensiv gefärbter Zwischenzapfen. Die beiden Partner der Außenzwillingszapfen sind gleichgefärbt. In der Retinamitte sind alle Ellipsoide schmäler und nicht so deutlich gestaffelt; die Innenzapfen liegen weiter von der Membrana limitans entfernt. Über die Größenverhältnisse der Sehzellen gibt Tabelle 4 Auskunft. In der oberen Augenhälfte (Abb. 8, III) liegt die dichte Schicht der Melaninkörner weit vor den Ellipsoiden, so daß die Außenglieder optisch nicht voneinander getrennt sind.

Die Dichte der Sehelemente läßt sich gut mit derjenigen beim Guppy vergleichen (Abb. 8, II). Die Zapfenmaxima liegen bei 40° bzw. 90°.

Tabelle 4
Platypoecilus variatus. (Größe der Zapfenellipsoide und der Sehzellkerne in μ)

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	17	2,5	4	2,5	IZ 8	4,5
					ZZ ~5	3
					MZ ~8	4,5
					AZ ~5	3
Zapfenkerne	5	2,5	5,5	2,5	6	2
Stäbchenkerne	4,5	2	4	2	4	2

IZ Innenzapfen; ZZ Zwischenzapfen, MZ Mittelzapfen, AZ Außenzapfen.

Ihnen entsprechen Maxima der Ganglienzellen und der inneren Körner (Tabelle 12). Das ventrale Maximum der Ganglienzellen verschiebt sich etwas nach ventral (Andeutung einer Fovea ?). Die Dichte der Stäbchen bleibt überall mehr oder weniger gleich, sie steigt nur am unteren Rand etwas an.

Verhalten. Die Schräglagekurven meiner Versuchstiere (Abb. 8, I) ähneln sehr denen vom Guppy (vgl. Abb. 4, I b); nach einem Maximum bei $\beta = 40^0$ (Mittelwert) nimmt die Lichtbewertung zur Retinamitte wieder ab. Das aus sechs Messungen bei 13 bis 19 mm langen Tieren errechnete Minimum liegt bei $\beta = 72^0$. Das Maximum in der dorsalen Hälfte ist meist flacher und ausgedehnter als beim Guppy, sein Mittelwert liegt bei $\beta = 123^0$ (Tabelle 5). Die anders verlaufenden Schräglagekurven in Braemers (1957) Befunden dürften wohl abermals auf die verschiedene Spaltbreite zurückzuführen sein.

Tabelle 5. *Platypoecilus variatus (Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)*

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
A70	40,7	80,2	127,0
A73	34,7	59,1	137,1
A74	41,6	64,7	110,0
A75	41,3	77,3	122,1
A76	33,2	76,8	120,9
A77	39,6	79,0	119,9
M	39,9	71,7	123,0

Ebenso wie beim Guppy stimmt der Mittelwert für das erste Maximum der Schräglagekurven ($\beta = 40^0$) mit dem ventralen Zapfenmaximum (40°) und das Minimum ($\beta = 72^0$) mit dem blinden Fleck (62°) gut überein. Der Mittelwert der Maxima der sehr ausgedehnten zweiten Erhebung ($\beta = 123^0$) ist jedoch gegenüber dem entsprechenden Zapfenmaximum (90°) dorsalwärts verschoben.

d) Xiphophorus helleri. Von diesem Vertreter der lebendgebärenden Zahnkarpfen standen zehn normal pigmentierte und sieben albinotische Exemplare zur Verfügung. Sie waren 17 bis 25 mm lang.

Netzhautbild. Ich untersuchte die Augen eines 24 mm langen pigmentierten und eines 25 mm langen albinotischen Schwertträgers

(Augendurchmesser 2 mm). Die Retina des Albinos gleicht der des Pigmentierten; in den Zellen des Pigmentepithels fehlt das Melanin. Die Struktur der Netzhaut ist der von *Platypoecilus* ähnlich: Die ventralen

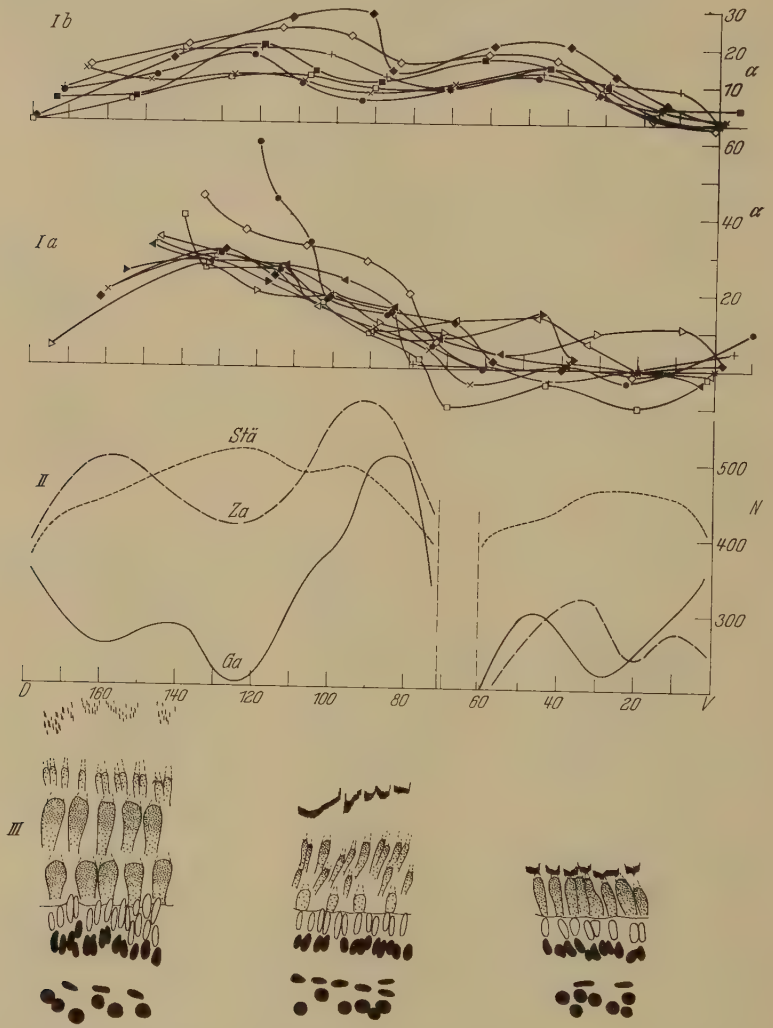

Abb. 9. *Xiphophorus helleri*. *Ia* Schräglagekurven von zehn normal pigmentierten Fischen. *Ib* Schräglagekurven von sieben albinotischen Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Ellipsoide sind jedoch bedeutend kürzer (Abb. 9, III, Tabelle 6), sie reichen aber ebenfalls bis zum Pigment. In der dorsalen Retina fehlen die Zwischenzapfen. Die Außenzapfen sind wieder Zwillinge, ihre

Tabelle 6. *Xiphophorus helleri. (Größe der Zapfenellipsoide und der Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	10	3	IZ 4,5	3	IZ 12	5,5
			MZ ~6	2	MZ ~15	5
			AZ ~7	2,5	AZ ~ 5	2
Zapfenkerne	5,5	2,5	6,5	1,5	6	1,5
Stäbchenkerne	4	2	4,5	2	5,5	2

IZ = Innen-, MZ = Mittel-, AZ = Außenzapfen.

Ellipsoide sind schwach gefärbt, und das Pigment ist zwischen den Außengliedern nur locker verteilt. Auch im mittleren Bereich der Retina sind alle drei Zapfenschichten deutlich zu erkennen. Die Innen- und Mittelzapfenellipsoide sind jedoch viel kleiner als im dorsalen Bereich und färben sich schwächer. Die Zwillingszapfenellipsoide haben dagegen die gleiche Größe, sind aber hier intensiv gefärbt.

Die Verteilung der Netzhautzellen im Auge von *Xiphophorus* (Abb. 9, II) ist ebenfalls der von *Platypoecilus variatus* ähnlich. Das ventrale Zapfenmaximum liegt bei 35°, das dorsale bei 92°. Die absolute Dichte der Zapfen ist jedoch im ventralen Drittel viel geringer als dort. Außerdem fällt die große Zahl der Stäbchen in allen Bereichen auf.

Verhalten. Die Schräglagekurven pigmentierter und albinotischer Tiere sind verschieden und sollen getrennt besprochen werden.

Bei *pigmentierten Schwertträgern* löst Licht bis etwa $\beta = 70°$ überhaupt keine optische Drehtendenz aus (Abb. 9, Ia). Die Mittelwerte der Schräglagen bei den einzelnen Einstellungen streuen zwar in diesem Bereich um $\pm 10°$ von der Lotrechten; eine Abhängigkeit vom Lichteinfallswinkel läßt sich jedoch dabei nicht nachweisen. Danach steigt die Schräglage bis etwa $\beta = 130°$ an. Bei Unterlicht neigt sich ein Teil der Fische sehr stark ($\alpha = 60°$) zur vorher belichteten Seite.

Tabelle 7. *Xiphophorus helleri, Albinos (Minima und Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)*

Fisch Nr.	1. Maximum β	Minimum β	2. Maximum β
A 78	62	84	115
A 80	45	92	127,5
A 90	48	94	122
B 29	62	88	119,5
B 30	49,5	87,5	101
B 34	46,5	71	120
B 35	45	81	128
M	51,2	85,3	119,0

Die Kurven der *Albinos* zeigen dagegen den für die beiden anderen Zahnkarpfen-Arten charakteristischen zweigipfeligen Verlauf (Abb. 9, Ib). Das erste Maximum der Schräglage liegt bei $\beta = 51°$, das Minimum bei $\beta = 85°$, das zweite Maximum bei $\beta = 119°$ (Tabelle 7). Bei noch größeren Lichteinfallswinkeln nimmt die Schräglage bei allen sieben Fischen wieder ab; einige stehen bei Unterlicht lotrecht.

Das Maximum der Lichtbewertung bei Lichteinfall in die dorsale Augenhälfte stimmt bei den pigmentierten ($\beta = 130^0$) und den albinotischen Tieren ($\beta = 120^0$) fast überein und ist ebenso wie bei *Platypoecilus* gegenüber dem Zapfenmaximum (92^0) dorsalwärts verschoben. In der ventralen Hälfte entspricht das Schräglagemaximum der Albinos ($\beta = 50^0$) nur ungefähr dem Zapfenmaximum (35^0), während sich pigmentierte Schwertträger nach einem Lichtspalt, der auf der ventralen Retina abgebildet wird, überhaupt nicht richten. Diese Unterschiede müssen wohl mit dem Pigmentmangel zusammenhängen.

Über die Sehleistungen albinotischer Tiere im Vergleich mit normalpigmentierten ist verhältnismäßig wenig bekannt. So sind die Verschmelzungsfrequenzen albinotischer und pigmentierter Schwertträger nach CROZIER und WOLF (1939) nicht verschieden. Die Reizschwelle albinotischer Kaninchen und Meerschweinchen liegt nach DODT und WALTHER (1958, 1959) beträchtlich tiefer. Die Autoren erklärten diesen Effekt durch Reflexion und Lichtstreuung im pigmentfreien Augenhintergrund. Trotzdem ist das Minimum separabile der Albinos nicht schlechter als bei Normaltieren. Die Sehleistungen pigmentloser Tiere scheinen denen von pigmentierten nicht nachzustehen, sondern eher besser zu sein. Vielleicht lassen sich so auch die Unterschiede zwischen den beiden Schwertträgerrassen deuten; die bei gleicher Reizintensität dem ZNS zufließende Erregung könnte bei Albinos insgesamt größer als bei normal Pigmentierten sein. Die Unterschiede ließen sich dann unter der Annahme verstehen, daß die optische Afferenz einen bestimmten oberschwelligen Wert erreichen muß, um eine Drehtendenz auszulösen. Bei den Albinos wird diese Schwelle erreicht, bei den Pigmentierten nicht.

Da auch bei normalen Platys und Schwertträgern die Außenglieder der Zapfen oberhalb der Sehnervdurchtrittsstelle optisch nicht voneinander isoliert sind (vgl. Lage des Pigments in Abb. 8, III und 9, III), wird das Licht wohl auch hier zerstreut, wodurch sich das dorsale Schräglagemaximum verschieben bzw. abflachen könnte.

e) Aplocheilus lineatus. Der Streifenhechtling *Aplocheilus lineatus* gehört ebenfalls zu den Cyprinodontidae, jedoch zur Unterfamilie der eierlegenden Zahnkarpfen (Cyprinodontinae). Er ist ein typischer Oberflächenfisch. Im Aquarium liegt er meist ruhig der Wasseroberfläche an. Zu dieser Lebensweise paßt auch sein Körperbau; der Rücken ist flach, die Mundöffnung oberständig.

Netzhautbild. Die Kurve der Zapfendichte steigt vom ventralen Rand zur Durchtrittsstelle des Sehnerven an; die der Ganglienzellen fällt in derselben Richtung ab (Abb. 10, II). Das ist sehr eigentümlich, da sonst die beiden Kurven stets parallel verlaufen; man kann daraus auf eine schlechte Sehleistung der ventralen Retina schließen, obwohl die inneren Körner hier sehr dicht stehen (Tabelle 12). Das Stäbchenmosaik ist in der Mitte dieses Drittels am dichtesten. Dorsalwärts vom blinden Fleck steigt die Dichte der Zapfen, der Ganglienzellen und auch der inneren Körner steil zu einem Maximum bei 100^0 an und nimmt danach wieder ab.

Das schematische Netzhautbild (Abb. 10, III) läßt den primitiven Bau der ventralen Retina erkennen: Die Zapfenellipsoide sind klein

(Tabelle 8), ungeordnet und reichen nicht ganz bis zur dichten Melaninschicht. In der äußeren Körnerschicht sind die Zapfenkerne nicht von

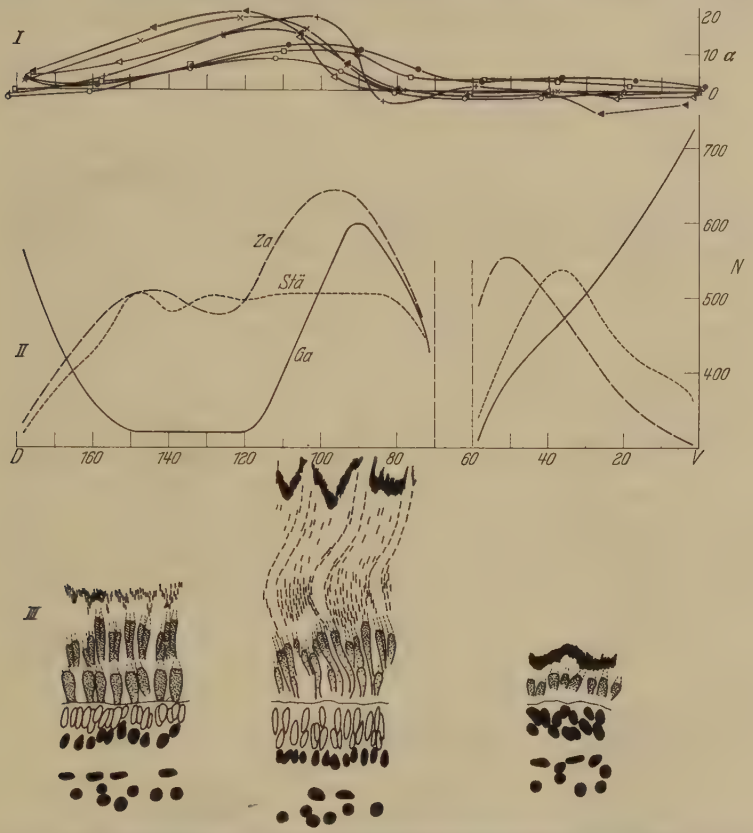

Abb. 10. *Aplocheilus lineatus.* *I* Schräglagekurven von sieben Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit 0,0045 mm². *III* Schematische Schnittbilder

Tabelle 8. *Aplocheilus lineatus. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	4,5	2,5	IZ 7	1,5	8,5	3,5
			AZ ~13	1,5	10	1,5
Zapfenkerne	4,5	2,5	7	2	6	2
Stäbchenkerne			4	2	4,5	2

den Stäbchenkernen zu unterscheiden. Dagegen ist die obere Retinahälfte gut entwickelt. Große Innenzapfen sitzen der äußeren Grenzmembran direkt auf. Nach distal folgt eine Schicht Zwillingszapfen.

Die Innen- wie die Außenzapfenellipsoide sind intensiv rot gefärbt. Die Pigmentkörner reichen fast an die Außenzapfenellipsoide heran, liegen jedoch sehr locker. An der Stelle der größten Zapfendichte sind die Ellipsoide schlank und sehr lang. Nur ihre distalen Enden sind nunmehr

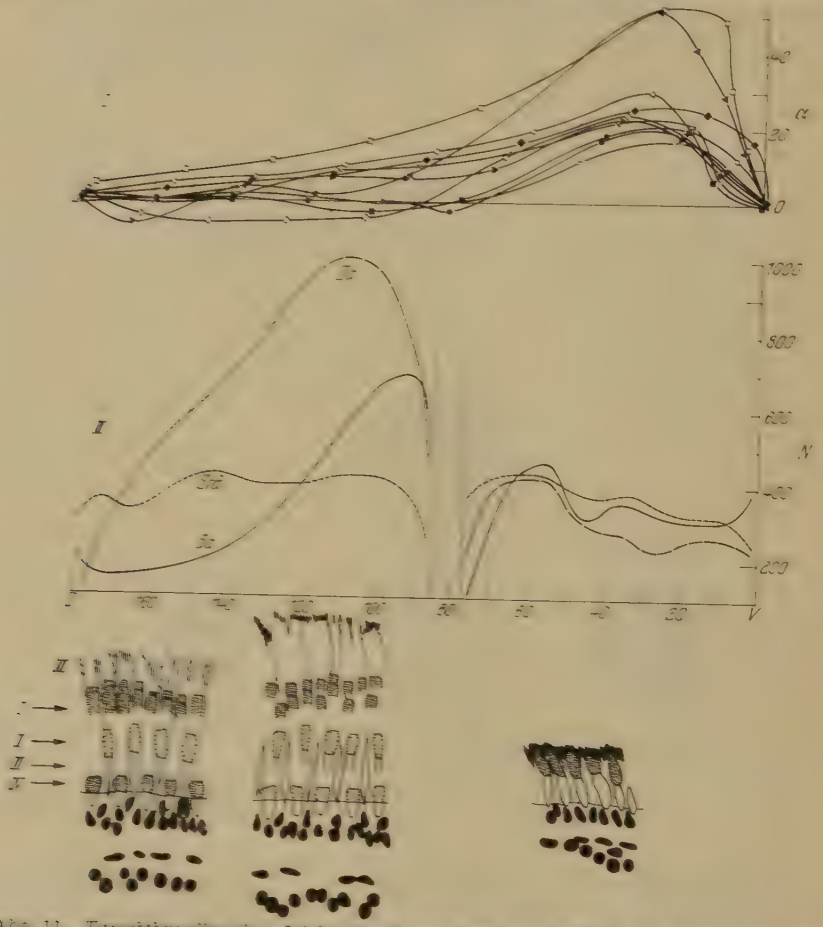

Abb. 11. *Tanichthys albonubes*. *I* Schrägstellungskurven von zehn Fischen. *II* Dichteverteilung der Retinazellen. Flächeneinheit = 0,0043 mm². *III* Schematische Schnittbilder: die Ziffern *I* bis *IV* beziehen sich auf Abb. 12

intensiv gefärbt: die Außenglieder sind ungewöhnlich lang, ihre proximalen Abschnitte sind locker, ihre distalen dicht von Pigment umhüllt.

Verhalten. Ich prüfte sieben Streifenhechtlinge von 17 bis 21 mm Länge, die sich alle erst oberhalb $\beta = 80°$ nach dem Licht orientierten. Das Maximum der Lichtbewertung liegt bei $\beta = 107°$ (Tabelle 9, Abb. 10, I). Bei größeren Lichteinfallswinkeln vermindert sich die Schräglage; bei Unterlicht stehen die Fische nahezu lotrecht.

Das Schräglagemaximum ($\beta = 107^0$) und das Zapfendichtemaximum (100^0) entsprechen einander wieder recht gut. Das Fehlen der Schräglage bei Reizung der ventralen Augenhälfte erklärt sich aus dem primitiven Bau dieses Retinabereiches (vgl. *Xiphophorus* S. 642).

Tabelle 9
Aplocheilus lineatus (Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)

Fisch Nr.	Maximum β
A69	100,2
A71	115,8
A72	111,9
A81	101,4
A82	99,1
A83	119,4
A84	100,9
M	107,0

f) Tanichthys albonubes. *Netzhautbild.* Die Dichtekurven der Zapfen, Ganglienzellen und inneren Körner (Abb. 11, II) verlaufen vergleichbar. Im ventralen Drittel stehen die Retinaelemente überall ungefähr gleich dicht. Bei 45^0 haben die Kurven einen deutlichen Knick und steigen zu einem Dichtemaximum bei etwa 60^0 an. Oberhalb der Durchtrittsstelle des Nervus opticus liegt ein zweites, bedeutend höheres Maximum, von dem aus alle Kurven zum dorsalen Rand hin stetig abfallen. Die Stäbchen stehen überall etwa gleich dicht. Am Kurvenknick in der unteren Augenhälfte ändert sich auch die Struktur der Sehzellschicht. Ventral stehen breite Zapfen in einer Reihe (Abb. 11, III), deren Kerne alle außerhalb der äußeren Grenzmembran liegen. Die Ellipsoide stecken tief im Pigment. Dorsal sind dagegen die Zapfen in drei Ebenen

Tabelle 10. *Tanichthys albonubes. (Größe der Zapfenellipsoide und Sehzellenkerne in μ)*

	Ventral		Mitte		Dorsal	
	Höhe	Breite	Höhe	Breite	Höhe	Breite
Zapfenellipsoide	>7	3,5	IZ 4	4	IZ 4,5	4,5
			MZ 6,5	3,5	MZ 7,5	4
			AZ $\sim$4	3	AZ $\sim$ 7,5	3,5
Zapfenkerne	9	3,5	IZ 4	3,5	IZ 5	3
			MZ ?	?	MZ $\sim$10	2
			AZ 15	2	AZ ?	?
Stäbchenkerne	4	2,5	4	2	4	2

IZ = Innen-, MZ = Mittel-, AZ = Außenzapfen.

gestaffelt; die breiten Ellipsoide der Innenzapfen sitzen der Membrana limitans externa auf. Sie sind in der Retinamitte weniger intensiv gefärbt als dorsal, ihre Kerne liegen in der äußeren Körnerschicht. Die Ellipsoide der Mittelzapfen sind zart rot gefärbt, die der Außenzwillingszapfen intensiv rot. Ihre Kerne bilden lange Säulen und stehen allesamt distal der Grenzmembran (vgl. auch Tabelle 10). Mit der Struktur der Retina verändert sich auch das Pigmentepithel: Ventral bilden die Körner eine dünne, jedoch dichte Schicht, dorsal eine dickere, lockerere.

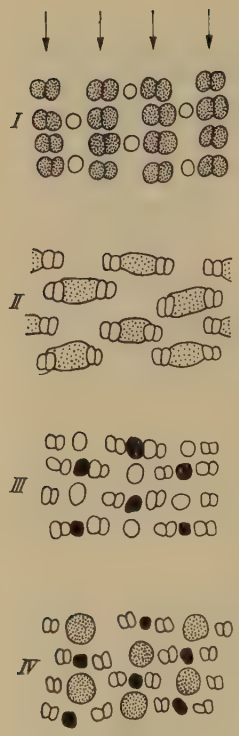

Abb. 12. Tangentiale Schnittbilder aus der dorsalen Netzhaut von *Tanichthys albonubes* in den Ebenen *I* bis *IV* (vgl. Abb. 11, *III*). Ellipsoide punktiert, Kerne der Außenzwillinge weiß, Kerne der Mittelzapfen schwarz. Weiße Kreise: Außenglieder der Mittel- (*I*) und Innenzapfen (*III*). Die Pfeile geben die Richtung der Außenzwillingszapfen-Reihe an

Die drei Zapfensorten vereinigen sich zu einem sehr regelmäßigen Mosaik (Abb. 12), das aus aufeinander senkrecht stehenden Zapfenreihen besteht. In der einen Richtung wechseln Außenzapfenreihen (↓) mit Reihen ab, in denen Mittel- und Innenzapfen stehen; in der anderen sind je ein Innenzapfen und ein Mittelzapfen von zwei Außenzapfen flankiert.

Beim Guppy und bei der Forelle wurden ähnliche Zapfenanordnungen beschrieben (MÜLLER 1951, 1952, LYALL 1957). Zwischen Zwillingszapfenreihen liegen beim Guppy und bei jungen Forellen ebenfalls Reihen, in denen zwei verschiedene Einfach-Zapfen abwechseln. Anders als beim Kardinal stehen jedoch die Elemente benachbarter Reihen immer auf Lücke. Außerdem liegen die Flächen, in denen sich die Partner der Zwillingszapfen berühren, nicht in einer Ebene, sondern bilden ein Zickzackband. In den Reihen der einfachen Zapfen fehlt bei erwachsenen Forellen eine Zapfenart. Der Vergleich zeigt, daß die Musterbildung in der Netzhaut der Fische zwar einem bestimmten Prinzip gehorcht, jedoch artspezifische Unterschiede aufweist.

Tabelle 11.
Tanichthys albonubes (Maxima der Schräglagen bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln β)

Fisch Nr.	Maximum β
Gö 64	27,9
Gö 65	38,1
Gö 66	29,5
Gö 67	32,7
Gö 70	29,4
Gö 71	23,4
Gö 74	36,7
Gö 75	31,2
Gö 84	25,6
Gö 88	28,5
M	30,3

Verhalten. Ich untersuchte das Verhalten im Seitenlicht bei zehn 10,5 bis 15,5 mm langen Fischen.

Die optisch ausgelösten Drehtendenzen sind hier bei Reizung des ventralen Retinadrittels sehr groß, bei einigen Exemplaren ist die optische Gleichgewichtskomponente sogar deutlich stärker als die statische. Das Maximum der Schräglage liegt im Mittel bei $\beta = 30^0$ (Tabelle 11, Abb. 11, I). Danach nimmt die Neigung der Fische schnell ab. Lichteinfall in die obere Augenhälfte ($\beta = 90^0$) bleibt völlig wirkungslos.

Zwischen dem Schräglageverhalten und dem Bau der Retina läßt sich hier nur eine Beziehung feststellen: Eine optische Drehtendenz entsteht nur dann, wenn die ventrale Retina, deren Bau sich stark von der übrigen unterscheidet, gereizt wird. Entgegen der bisher festgestellten

Beziehung zwischen Zapfendichte und Drehtendenz ist jedoch hier gerade in der ventralen Augenhälfte das Mosaik entschieden gröber als in der dorsalen.

g) Corydoras schultzei. Der Goldstreifen-Panzerwels ist ein typischer Bodenfisch mit flacher Bauch- und gewölbter Rückenlinie, Barteln und kleinen Augen. Wie zu erwarten, spielen optische Reize bei der Gleichgewichtshaltung dieses Fisches keine Rolle. Er sucht — auch in der Versuchsapparatur — stets Kontakt mit dem Untergrund. Auch für den Nahrungserwerb ist der Lichtsinn bedeutungslos. Die Sinneszellen der Barteln vertreten das Auge, das sehr klein (Abb. 5) und primitiv gebaut ist (vgl. auch *Ameiurus* nach Wunder 1926).

Erörterung der Befunde

Die Drehtendenzvergleichsmessungen zeigen, daß die optisch-statische Verhältniszahl W nur im Tagessehen von *Gymnocorymbus ternetzi* und *Pterophyllum scalare* (Braemer 1957) für alle Lichteinfallswinkel β konstant bleibt; die Schräglagekurven sind hier sinusförmig. Die Abweichungen von der Beziehung

$$W = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$$

im Dämmerungssehen bei *Gymnocorymbus ternetzi* und im Tagessehen bei *Apistogramma ramirezi*, *Lebistes reticulatus*, *Platypoecilus variatus*, *Xiphophorus helleri*, *Aplocheilus lineatus* sowie *Tanichthys albonubes* können nur dadurch verursacht sein, daß entweder $D_{st} = cF \sin \alpha$ oder $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ nicht gilt. Die Stärke der optischen Drehtendenz könnte dabei vom Bau

Tabelle 12. *Anzahl der inneren Körner auf der Retinamitte in ventral-dorsaler Richtung pro Flächeneinheit*

Fischart	Größe des Auges in mm	Größe der Auszählfläche in mm²	10°	30°	50°	70°	90°	110°	130°	150°	170°
Gymnocorymbus ternetzi . .	3	0,0045	2620	3120	1970	1920	2180	2060	2070	1960	1700
Lebistes reticulatus[1] . . .	1,4	0,007	2910	2900	2510	3000	3040	2780	2430	2150	2760
Pterophyllum scalare . . .	3,2	0,00643	4000	3400	2640	—	3030	2770	2800	3070	3400
Apistogramma ramirezi . .	2	0,00643	1750	1330	1690	—	1650	1940	2200	2850	3060
Platypoecilus variatus . . .	2,0	0,0045	1730	1650	1580	2090	2310	1950	1370	1320	1540
Xiphophorus helleri	2,0	0,0045	2020	1640	1540	—	2200	1960	1870	2070	2250
Aplocheilus lineatus	1,85	0,0045	2690	2650	2500	—	2410	2360	2040	1990	2250
Tanichthys albonubes . . .	2,1	0,00643	2260	1840	2960	1920	2200	3350	2430	2150	1530

[1] Nach Müller (1952).

und von der Funktion der Sehzellen abhängen, die der statischen möglicherweise vom abweichenden Bau der Statorezeptoren.

Unsere Befunde zeigen im Dämmerungssehen von *Gymnocorymbus* und im Tagessehen von *Apistogramma*, *Lebistes*, *Platypoecilus*, *Xiphophorus* und *Aplocheilus* in der Tat eine auffällige Beziehung zwischen dem Sehzellmosaik und dem Verlauf der Schräglagekurven. Bei diesen Arten könnte die Beziehung $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ durch den uneinheitlichen Bau der Netzhaut modifiziert sein. Der Verlauf der Schräglagekurven aller untersuchten Fische außer *Tanichthys* ließe sich dann unter folgender Annahme deuten.

Die optisch ausgelöste Drehtendenz ist nur dann dem Sinus des Lichteinfallswinkels proportional (Maximum der Schräglage bei $\beta = 90^0$, sinusförmige Schräglagekurven), wenn die dem ZNS von jedem Reizort zufließenden optischen Afferenzen gleich stark sind. Dies dürfte bei konstanter Reizstärke und -fläche nur in einer gleichartig strukturierten Retina der Fall sein. Die Größe der Drehtendenz bestimmt sich dann im ZNS allein nach dem Reizort (Lokalzeichen). Ist aber das Sehzellmosaik an bestimmten Stellen der Retina ungleich, so wird auch die optische Erregung verschieden stark sein; feineres Sehzellraster dürfte sie erhöhen, gröberes verringern. Diese Erregungsgröße geht in die Beziehung $D_{opt} = f(L) \sin \beta$ mit ein und modifiziert die sinusförmigen Schräglagekurven.

Der artspezifische Verlauf der Schräglagekurven stimmt jedoch nur verhältnismäßig grob mit dem der Zapfendichtekurven überein; die Befunde von *Tanichthys* fügen sich unserer Deutung überhaupt nicht ein. Den Abweichungen können verschiedene Ursachen zugrunde liegen: Neben dem peripheren Sehzellmosaik könnten auch die leitenden Schichten der Netzhaut bedeutsam sein, wahrscheinlich auch der Pigmentierungsgrad, wie das verschiedene Verhalten normaler und albinotischer Schwertträger vermuten läßt. Außerdem könnten auch in der statischen Komponente artspezifische Abweichungen von der Sinusregel $D_{st} = cF \sin \alpha$ auftreten: Bei *Pterophyllum*, *Gymnocorymbus*, *Platypoecilus* und *Lebistes* liegen die Utriculusstatolithen in der Normallage horizontal auf ihren Maculae (v. HOLST 1950); in der Grundrichtung (Hochachse parallel dem Schwerelot) übt der Statolith keine Scherungskräfte aus. Liegen aber Maculae und Statolithen nicht horizontal, so werden sich bei Drehung des Fisches um seine Längsachse die Scherungsreize auf beiden Seiten verschieden stark ändern, was die Beziehung $D_{st} = cF \sin \alpha$ modifizieren könnte[1]. Endlich sind auch

[1] Nach Abschluß der Untersuchungen prüfte ich die Lage der Otolithen aller Versuchstiere mit der Aufhellmethode nach AUREXS (1949). Bei allen Arten, auch bei *Tanichthys*, liegen die Lapilli horizontal.

Abweichungen vom theoretisch erwarteten Verhalten durch die Mitwirkung anderer Otolithen denkbar (vgl. L. Schoen und v. Holst 1950). So kann also der artspezifische Verlauf von Schräglagekurven sowohl von peripheren als auch von zentralen Faktoren, die noch nicht alle bekannt sind, abhängen; beim Skalar und beim Tetra scheint die optische Drehtendenzstärke vorwiegend „zentral", d. h. durch Verrechnen von Lokalzeichen bestimmt zu sein; die strukturell gleichartigen Rezeptoren dürften hier kaum verschieden empfindlich sein. Bei allen anderen Fischen treten Rezeptoreigenschaften modifizierend hinzu.

Auch bei den Richtreaktionen von Arthropoden hat man zwei verschiedene Theorien erwogen: Dolley und Wierda (1929) erklärten die Fixierbewegungen positiv phototaktischer *Eristalis* durch ein Empfindlichkeitsgefälle im Auge; Versuche von Mittelstaedt (1949) am gleichen Versuchstier, von Schöne (1955) an Garnelen, Jander (1957) an Ameisen und Boch (zit. nach Jander 1957) bei Bienen zeigen jedoch, daß die Fixierreaktion nicht von einem Empfindlichkeitsgefälle der Ommatidien abhängen kann, sondern „eine Integrationsleistung des zentralen, die Lokalzeichen des Sinnesapparates auswertenden Nervensystems ist" (Mittelstaedt 1949). Zur „Lokalzeichentheorie" des Richtungssehens paßt es, daß die Stärke der optischen Drehtendenz intensitätsunabhängig sein kann, wie Drehtendenzvergleichsmessungen an Ameisen (Jander 1957), Bienen (Boch) und Köcherfliegen (Jander 1960) zeigen.

Nach Schöne (1955) bewertet eine Garnele bei der optischen Lagekontrolle zwei intensitätsgleiche, in einem bestimmten Winkelabstand gebotene Lichtbündel so, als würde *eine* Lichtquelle in der Richtung der Winkelhalbierenden leuchten; auch hier verrechnet das ZNS offenbar die Lokalzeichen und nicht die Erregungsstärken verschieden empfindlicher Ommatidien. Ein Einfluß der Lichtintensität zeigte sich dennoch sowohl bei der Garnele als auch bei Fischen (Braemer 1957): Die Stärke der optischen Drehtendenz hängt in einem bestimmten Bereich vom Logarithmus der Intensität ab.

Zum Vergleich prüfte ich das Verhalten von *Lebistes reticulatus* im „Zweilichterversuch". Nach Schöne (1955) wäre hier eine Einstellung in die Winkelhalbierende zu erwarten, falls die „Lokalzeichentheorie" auch für die Fische zutrifft. Den Versuchstieren wurden zwei gleich stark leuchtende Spalte in einem Winkelabstand von 60° geboten, der aus folgendem Grunde angebracht schien: Der Abstand der beiden Lichtbewertungsmaxima beträgt beim Guppy 60°, das Minimum liegt ungefähr in der Mitte dazwischen. Die klarsten Ergebnisse waren daher mit zwei Lichtern in 60°-Abstand zu erwarten, da die Lichtresultierende während einer Messung einmal im Schräglageminimum angreifen müßte, während zugleich die beiden im Einlichtversuch am stärksten auslösenden Netzhautstellen gereizt werden. Um einen Einfluß des gegenseitigen Auges auszuschalten, benutzte ich sechs einäugige Guppys. Eine Drehtendenz zur blinden Seite war bei diesen Tieren nicht festzustellen (vgl. aber L. Schoen 1951).

In Abb. 13 veranschaulicht Kurve I das Verhalten eines einseitig geblendeten Tieres bei Beleuchtung der sehenden Seite durch den einen Spalt; sie gleicht den Kurven intakter Tiere. Kurve II verdeutlicht den zu erwartenden Verlauf unter der Annahme der Resultantenwirkung wie bei der Garnele nach SCHÖNE (1955), d. h. wenn der Fisch sich nach

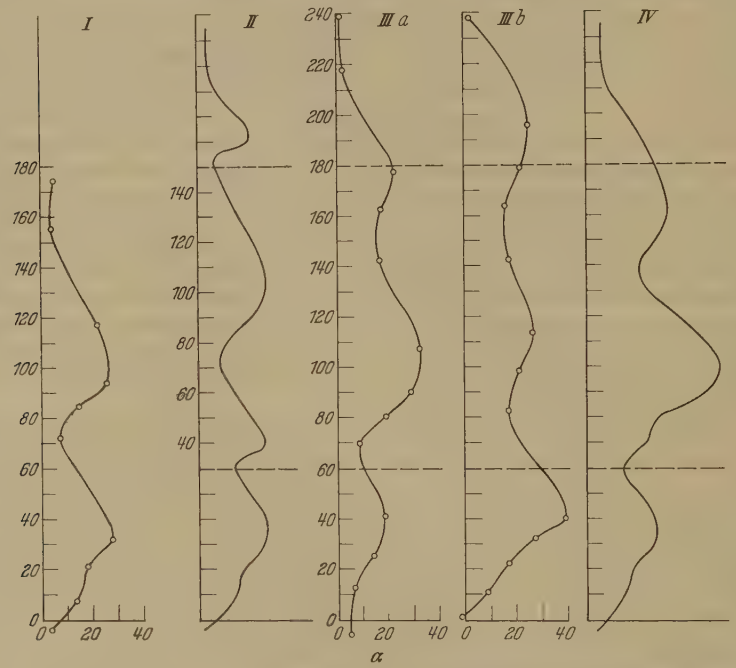

Abb. 13. Zweilichterversuch mit einäugigen *Lebistes reticulatus*. *I* Normale Schräglagenkurve im Einlichtversuch. *II* Zu erwartende Schräglagen, wenn der Fisch im Zweilichterversuch sich in die Richtungsresultierende einstellt. Im Wirkungsbereich der beiden Lichtquellen (zwischen den gestrichelten Linien) sind die Schräglagen aus Kurve *I* berechnet. *III a* und b Gemessene Schräglagen im Zweilichterversuch. *IV* Zu erwartende Schräglagen, wenn die Drehtendenzen der beiden Reizorte im Zweilichterversuch sich addieren. Weitere Erklärungen im Text

der Winkelhalbierenden zwischen den beiden Reizrichtungen einstellt. Da die beiden Spalte um 60° auseinanderliegen, kann bis zur ersten gestrichelten Linie ($\beta_1 = 60°$) nur die erste Lichtquelle wirksam werden, daher entspricht der Kurvenverlauf in diesem Abschnitt dem der Kurve I. Oberhalb der zweiten gestrichelten Linie wirkt dagegen nur der zweite Spalt, da der erste hier schon in den Bereich des geblendeten Auges fällt. Von $\beta_1 = 60°$ bis $\beta_1 = 180°$ sind dagegen beide Spalte wirksam. Richtet sich der Fisch nach der Resultierenden aus den beiden Lokalzeichen, dann müßte er seine Schräglage so ändern, wie es Kurve II

für diesen Bereich angibt; die Neigungswinkel α sind der Kurve I entnommen; die Ordinate gibt die Winkelhalbierenden der beiden Reizlichter an.

Die im Versuch gewonnenen Meßwerte (Kurve IIIa) entsprechen dieser Erwartung nicht. Auf der Ordinate ist hier jeweils der Winkel β in bezug auf den ersten Spalt aufgetragen; bei $\beta = 100^0$ liegt ein Maximum der Lichtbewertung, während nach Kurve II an dieser Stelle ein Minimum zu erwarten wäre. Doch läßt sich der Verlauf der Kurve IIIa deuten unter der Annahme, daß sich die Drehtendenzen der beiden Reizorte β_1 und β_2 summieren. Berechnet man die Summe der Drehtendenzen nach Kurve I, so paßt der Verlauf der so gewonnenen theoretischen Kurve IV gut zu dem der experimentellen (IIIa). Allerdings bezieht sich die Übereinstimmung nur auf den Verlauf, nicht auf den absoluten Betrag der erwarteten Drehtendenzen. Die Kurve IIIb stellt das Ergebnis einer weiteren Messung an einem anderen Tier dar.

Lebistes reticulatus verhält sich also im Zweilichterversuch anders als die Garnelen (vgl. Schöne 1955); die Drehtendenzen zweier retinaler Orte addieren sich beim Guppy zentral; der Krebs richtet sich nach der Resultierenden aus beiden Reizrichtungen. Worauf dieser Unterschied beruht, läßt sich ohne genauere Kenntnis der Arbeitsweise zentraler Instanzen noch nicht sagen.

Zentrale Additionen von Drehtendenzen sind häufig beschrieben worden. Auch die hier benutzte Methode der Drehtendenzvergleichsmessung beruht ja auf der Leistung eines additiv arbeitenden „Lagezentrums", in dem die bei der Gleichgewichtshaltung beteiligten Afferenzen, allerdings mit umgekehrten Vorzeichen, konvergieren. Die den Effektoren über einen Koordinationsmechanismus übermittelte Erregung, der Drehimpuls, wird aus der Summe der optischen und statischen Drehtendenzen additiv errechnet. Bei der Kippung um die Längsachse von Fischen addieren sich die Erregungen der Utriculi beider Seiten (v. Holst 1950), beim Nystagmus des Menschen ebenso die optischen und labyrinthären Afferenzen (Jung 1948). Birukow (1952) sowie Butz-Kuenzer (1957) wiesen bei den Kompensationsbewegungen von Fröschen nach, daß sich die optischen und stato-dynamischen Afferenzen in einem Verhältnis summieren, das, ähnlich wie die statisch-optische Verhältniszahl bei Fischen (v. Holst 1949), mit inneren und äußeren Bedingungen wechseln kann. Dabei werden oft die rein additiven Wirkungen durch innere verhaltensbestimmende Faktoren modifiziert; zentral kann die Wirkungssumme von synergisch auslösenden Reizen auf einen konstanten, der jeweiligen Reaktionsnorm angemessenen Wert einreguliert werden, der kleiner ist als die einfache algebraische Summe der Teilafferenzen (vgl. Butz-Kuenzer 1957). Auch in unseren Zweilichterversuchen addierten sich die Drehtendenzen der beiden retinalen Orte nicht einfach algebraisch; die Gesamtdrehtendenz war vielmehr stets kleiner als die Summe der einzelnen Teildrehtendenzen.

Die additive Arbeitsweise der optischen Gleichgewichtsregelung beim Guppy läßt sich auch bei sukzessiver Reizung zuerst mit einem, dann mit zwei Reizlichtern nachweisen. In der Apparatur für den Zweilichter-

versuch leuchtete zunächst nur ein Spalt; er war so eingestellt, daß der Winkel β mindestens 60° betrug. Nach 5 min schaltete ich den zweiten, um 60° dorsalwärts verschobenen Spalt ein und bestimmte den veränderten Lichteinfallswinkel β' relativ zum ersten Spalt. Tabelle 13 enthält die Versuchsergebnisse von drei einseitig geblendeten Tieren.

In 14 von 18 Messungen war β' deutlich kleiner als β. Bei den restlichen vier war $\beta' \approx \beta$ (maximale Differenz 1,3°).

In 78% der Fälle ist also $\beta' < \beta$, d. h. der Fisch neigt sich stärker der ersten Lichtquelle zu, weg von der zweiten; die durch diese ausgelöste Drehtendenz addiert sich also zur ersten. In den wenigen Fällen, wo der Fisch den Winkel zur ersten Lichtquelle fest beibehält, handelt es sich vermutlich um Reaktionsweisen, die auch bei der Lichtkompaßorientierung von Krebsen (WOLTER 1930) und Insekten (HONJO 1937, BIRUKOW 1954) beobachtet wurden.

Tabelle 13. *Lebistes reticulatus. Sukzessive Reizung mit einem bzw. zwei Lichtspalten*

β	β'	$\Delta\beta$	β	β'	$\Delta\beta$
63,0	64,3	+ 1,3	122,6	103,5	− 19,1
72,9	70,0	− 2,9	129,0	129,7	+ 0,7
74,4	73,5	− 0,9	130,0	120,7	− 9,3
84,2	80,9	− 3,3	137,5	129,6	− 7,9
85,4	84,6	− 0,8	149,3	140,7	− 8,6
88,9	83,1	− 5,8	155,0	152,4	− 2,6
98,8	90,0	− 8,8	175,0	151,2	− 23,8
102,7	89,3	− 13,4	176,7	155,6	− 21,1
104,4	101,3	− 3,1	177,0	174,1	− 2,9

β Lichteinfallswinkel bei Reizung mit einem Spalt, β' nach Hinzuschalten des zweiten. $\Delta\beta$ Veränderung des Einfallswinkels relativ zu β.

WOLTER ließ *Carcinus maenas* sich nach zwei Lichtern orientieren. Als er eines ausschaltete, trat nur in 50% der Fälle eine Änderung der ursprünglichen Bewegungsrichtung der Tiere ein. Er schloß daraus, daß *Carcinus* bei Doppelreizung sich nach einem Licht orientiert und das andere unbeachtet läßt. Der Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus*), der einen bestimmten menotaktischen Kurs nach einer Lichtquelle läuft, kann ihn beim Hinzuschalten einer zweiten Lichtquelle entweder ändern oder beibehalten (HONJO 1937, BIRUKOW 1954). Der Ohrwurm (*Forficula auricularia*) entscheidet sich in derselben Situation entweder für das erste oder für das zweite Licht (HONJO 1937).

Zusammenfassung

An neun verschiedenen Knochenfischarten wird das „Lichtrückenverhalten" im Seitenlicht untersucht und mit der Struktur der Retina verglichen. Die Schräglagekurven, die die Abhängigkeit der Stärke der optischen Drehtendenz vom Lichteinfallswinkel β beschreiben, zeigen dabei im Tagessehen bei konstanter Beleuchtungsintensität eine unerwartete artspezifische Variabilität. Die von der Sinusform (v. HOLST 1950, BRAEMER 1957) abweichenden Schräglagekurven spiegeln jedoch in beiden Sehweisen mit wenigen Ausnahmen die Dichte und Anordnung der Zapfen bzw. Stäbchen in der Retina wider.

1. Histologische Untersuchungen an der Netzhaut von *Gymnocorymbus ternetzi* bestätigen Braemers (1957) Forderung nach einer Anhäufung der Stäbchen in der dorsalen Retina, mit der er das abweichende Verhalten dunkeladaptierter Tiere im Seitenlicht erklärte.

2. Bei *Lebistes reticulatus* weichen die Schräglagekurven stark vom sinusförmigen Verlauf mit dem Maximum der Schräglage bei $\beta = 90^0$ ab. Hier läßt sich jedoch eine Beziehung zwischen der Größe der optisch ausgelösten Drehtendenz und der Dichteverteilung der Zapfen in der Netzhaut (nach Müller 1952) feststellen.

3. Auch die Schräglagekurven von *Apistogramma ramirezi*, *Platypoecilus variatus*, *Xiphophorus helleri* und *Aplocheilus lineatus* lassen vermuten, daß ihr Verlauf von der Dichte und Anordnung der Zapfen mitbestimmt wird.

4. Im Tagessehen von *Gymnocorymbus ternetzi* und *Pterophyllum scalare* läßt sich kein Zusammenhang zwischen dem hier in der ganzen Netzhaut gleichartigen Zapfenmosaik und den sinusförmigen Schräglagekurven feststellen. Bei *Tanichthys albonubes* löst ausnahmsweise nur Reizung des gröberen Zapfenmosaiks der ventralen Retina optische Drehtendenzen aus. Dem Bodenfisch *Corydoras schultzei* fehlt jede optische Gleichgewichtshaltung.

5. Aus dem Vergleich der Retinastrukturen mit dem Verhalten im Seitenlicht wird geschlossen, daß die Größe der optischen Drehtendenz sowohl vom retinalen Lokalzeichen als auch von der rezeptorabhängigen Erregungsgröße bestimmt wird. Dabei ist neben der Intensität auch die Anzahl der auf der Flächeneinheit stehenden Sehzellen maßgebend. Unter konstanten Bedingungen des Tagessehens liegt das Maximum der Lichtbewertung nur dann bei einem Lichteinfallswinkel $\beta = 90^0$, wenn das Zapfenmosaik überall strukturell und funktionell gleichartig ist (*Gymnocorymbus*, *Pterophyllum*).

6. Bei simultaner Reizung von zwei Netzhautstellen ein und desselben Auges im Winkelabstand von 60^0 addieren sich bei *Lebistes reticulatus* die Drehtendenzen der beiden Reizorte.

Literatur

Ahrens, W.: Über die Brauchbarkeit der Aufhellungsmethoden bei morphologischen und physiologischen Untersuchungen über das Fischlabyrinth. Z. vergl. Physiol. **32**, 49—59 (1950).

Birukow, G.: Studien über statisch-optisch ausgelöste Kompensationsbewegungen und Körperhaltung bei Amphibien. Z. vergl. Physiol. **34**, 448—472 (1952).
— Photogeomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* Panz. und ihre zentralnervöse Koordination. Z. vergl. Physiol. **36**, 176—211 (1954).

Braemer, W.: Verhaltensphysiologische Untersuchungen am optischen Apparat bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **39**, 374—398 (1957).

Butz-Kuenzer, E.: Optische und labyrinthäre Auslösung der Lagereaktionen bei Amphibien. Z. Tierpsychol. **14**, 429—447 (1957).

Crozier, W. J., and E. Wolf: The flicker response counters for genetically related fishes. J. gen. Physiol. **21**, 17—56; **22**, 463—485 (1939).

Dodt, E., u. J. B. Walther: Spektrale Sensitivität und Blutreflexion. Vergleichende Untersuchungen an pigmentierten und albinotischen Netzhäuten. Pflügers Arch. ges. Physiol. **266**, 187—192 (1958).

— - Elektroretinographische Messung der Spektralsensitivität von Albinoaugen bei direkter und diaskleraler Belichtung. Pflügers Arch. ges. Physiol. **268**, 435—443 (1959).

Dolley, W. L., and J. L. Wierda: Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. J. exp. Zool. **53**, 129—139 (1929).

Holst, E. v.: Die Gleichgewichtssinne der Fische. Verh. dtsch. zool. Ges. **37**, 109—114 (1935a).

— Über den Lichtrückenreflex bei Fischen. Publ. Staz. zool. Napoli **15**, 143—158 (1935b).

— Quantitative Untersuchungen über Umstimmungsvorgänge im Zentralnervensystem. I. Der Einfluß des „Appetits" auf das Gleichgewichtsverhalten bei *Pterophyllum*. Z. vergl. Physiol. **31**, 134—148 (1949).

— Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 60—120 (1950).

Honjo, J.: Beitrag zur Lichtkompaßbewegung der Insekten, insbesondere in bezug auf zwei Lichtquellen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **57**, 375—416 (1937).

Jahn, T.: Optische Gleichgewichtsregelung und zentrale Kompensation bei Amphibien, insbesondere bei der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). Z. vergl. Physiol. **43**, 119—140 (1960).

Jander, R.: Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise *Formica rufa* L.) Z. vergl. Physiol. **40**, 162—238 (1957).

— Menotaxis und Winkeltransponieren bei Köcherfliegen (Trichoptera). Z. vergl. Physiol. **43**, 680—686 (1960).

Jung, R.: Die Registrierung des postrotatorischen und optokinetischen Nystagmus und die optisch-vestibuläre Integration beim Menschen. Acta oto-laryng. (Stockh.) **36**, 199—202 (1948).

Lyall, A. H. The growth of the trout retina. Quart. J. micr. Sci. **98**, 101—110 (1957).

Mittelstaedt, H.: Telotaxis und Optomotorik von *Eristalis* bei Augeninversion. Naturwissenschaften **36**, 90—91 (1949).

Müller, H.: Über das Zapfenmosaik in der Netzhaut des Guppy. Naturwissenschaften **38**, 459 (1951).

— Bau und Wachstum der Netzhaut des Guppy (*Lebistes reticulatus*). Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **63**, 275—324 (1952).

Schoen, L.: Quantitative Untersuchungen über die zentrale Kompensation nach einseitiger Utriculusausschaltung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 121—150 (1950).

— Das Zusammenspiel beider Augen als Gleichgewichtsorgane der Fische. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1951**, 191—195 (1951).

— Mikroableitungen einzelner zentraler Vestibularisneurone von Knochenfischen bei Statolithenreizen. Z. vergl. Physiol. **39**, 399—417 (1957).

—, u. E. v. Holst: Das Zusammenspiel von Lagena und Utriculus bei der Lageorientierung der Knochenfische. Z. vergl. Physiol. **32**, 552—571 (1950).

Schöne, H.: Zur optischen Lageorientierung („Lichtrückenorientierung") von Dekapoden. Naturwissenschaften **39**, 552—553 (1952).
— Über den optischen Lageapparat der Krebse. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1955**, 52—58 (1955).
— Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn. Biol. **21**, 161—205 (1959).
Thibault, C.: Action de la lumière blanche et monochromatique sur la posture des poissons téléostéens. Extrait Arch. Sci. Physiol. **3**, 101—124 (1949).
Vilter, V.: Architectonique de la rétine nerveuse de la Carpe et theorie de la dualité des méchanismes de photoperception visuelle. C. R. Soc. Biol. (Paris) **141**, 348—350 (1947).
— Existence d'une double area dans la rétine du *Lebistes reticulatus* et signification fonctionelle des structures aréales. C. R. Soc. Biol. (Paris) **142**, 292—294 (1948).
Wolter, H.: Beiträge zum Lichtsinn von *Carcinus maenas*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **56**, 581—612 ((1936).
Wunder, W.: Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaut. Z. vergl. Physiol. **3**, 1—61 (1926).

Dr. Hermann Bogenschütz,
Göttingen, I. Zoologisches Institut der Universität

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf

Ich, Hermann Franz Bogenschütz, wurde am 5. April 1934 in Mannheim geboren als Sohn des Oberlehrers Franz Joseph Bogenschütz und seiner Frau Erna, geb. Schübelin. Ich besuchte dort und in Hatten im Unterelsaß die Volksschule und in Donaueschingen das Fürstenberg Gymnasium, an dem ich 1953 die Reifeprüfung bestand. Anschließend studierte ich Zoologie, Botanik, Chemie und Leibeserziehung in Freiburg, Erlangen, München und Göttingen.